昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*, September 2018, 61(9): 1040 - 1046 doi:10.16380/j.kcxb.2018.09.005

布拉迪小环腹瘿蜂的生物学特性及其寄生对黑腹果蝇生长发育的影响

周思聪，陈佳妮，庞 兰，潘中秋，时 敏，黄健华*，陈学新

（浙江大学昆虫科学研究所，农业部作物病虫分子生物学重点实验室，杭州 310058）

摘要：【目的】调查布拉迪小环腹瘿蜂 *Leptopilina boulardi* 的生物学特性，明确该寄生蜂寄生对寄主黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 生长发育的影响。【方法】运用形态成像和统计学的方法，对布拉迪小环腹瘿蜂的发育历期和寄生效率等生物学特性进行研究，同时对布拉迪小环腹瘿蜂寄生后寄主黑腹果蝇发育历期以及蛹期体长和体重的变化进行统计分析。【结果】布拉迪小环腹瘿蜂的卵期平均为0.98±0.22 d，幼虫期为10.22±0.57 d，雄虫蛹期为8.09±0.19 d，雌虫蛹期10.07±0.30 d，雌蜂平均比雄蜂约晚2 d羽化。布拉迪小环腹瘿蜂寄生黑腹果蝇2龄幼虫后，黑腹果蝇幼虫出现明显的黑化包囊反应，幼虫发育显著延缓，蛹长和蛹重也显著降低。【结论】布拉迪小环腹瘿蜂是黑腹果蝇的专性寄生蜂。本研究的结果为寄生蜂调控寄主的机制提供了实验依据。

关键词：布拉迪小环腹瘿蜂；黑腹果蝇；寄生；生长发育；生物防治

中图分类号：Q968 **文献标识码：**A **文章编号：**0454-6296(2018)09-1040-07

Biological characteristics of *Leptopilina boulardi* (Hymenoptera: Figitidae) and the effects of its parasitism on the growth and development of *Drosophila melanogaster*

ZHOU Si-Cong, CHEN Jia-Ni, PANG Lan, PAN Zhong-Qiu, SHI Min, HUANG Jian-Hua*, CHEN Xue-Xin (Ministry of Agriculture Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insect Pests, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract:【Aim】This study aims to investigate the biological characteristics of the parasitoid *Leptopilina boulardi* and to determine the effects of its parasitism on the growth and development of host *Drosophila melanogaster*.【Methods】The developmental duration and parasitism efficiency of *L. boulardi* were detected by anatomical imaging and statistical analysis. The changes of developmental duration and pupal body length and weight of host *D. melanogaster* after being parasitized by *L. boulardi* were also investigated.【Results】The results showed that the mean duration of egg stage, larval stage and pupal stage of *L. boulardi* was 0.98±0.22, 10.22±0.57 and 8.09±0.19 (male pupa) or 10.07±0.30 (female pupa) d, respectively. The female takes about two more days to complete pupal eclosion than the male. After the 2nd instar larvae of *D. melanogaster* were parasitized by *L. boulardi*, the cellular encapsulation response occurred obviously in *D. melanogaster* larvae, the larval duration of *D. melanogaster* was prolonged, and the pupal body length and weight of *D. melanogaster* were also significantly reduced.【Conclusion】*L. boulardi* is a specialist parasitoid of *D. melanogaster*. The results provide the experimental basis for studying the mechanisms of wasps regulating their hosts.

基金项目：国家自然科学基金项目(31622048)；浙江大学自主科研计划校长专项(2017XZZX002-05)

作者简介：周思聪，女，1995年4月生，河南信阳人，硕士研究生，研究方向为昆虫发育生物学，E-mail: sicongzhou@zju.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: jhhuang@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2018-02-07；接受日期 Accepted: 2018-06-07

Key words：*Leptopilina boulardi*；*Drosophila melanogaster*；parasitism；growth and development；biological control

自 20 世纪 70 年代以来,化学农药开始大量应用于农业生产中,在有效控制农业害虫的同时,化学农药的滥用也带来了诸多严重弊端,如引起人畜中毒、环境污染以及害虫抗药性等问题(高崇省和赵森, 1996；古德祥等, 2000)。采用生物防治的手段能够很好地降低化学农药的使用量,也符合我国对于绿色农业的战略需求(刘万学等, 2003；邱德文, 2010；陈学新, 2010；肖英方等, 2013)。寄生蜂是最常见的一类寄生性昆虫,多数寄生蜂是害虫的天敌,被应用于害虫的生物防治。通过寄生蜂的大量饲养、繁殖和释放,能够有效控制或降低害虫数量(林英等, 2014；张俊杰等, 2015)。

众所周知,黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 是一种模式昆虫,它为生命科学的研究做出了巨大的贡献。但它也是一种浆果类水果害虫,对农业生产造成严重危害。对果蝇这类害虫进行生物防治也有其重要意义。早在 1986 年,Carton 等报道了果蝇寄生蜂总计 4 科,16 属,50 余种,包括寄生果蝇幼虫的茧蜂科(Braconidae)寄生蜂和环腹瘿蜂科(Figitidae)寄生蜂,寄生果蝇蛹期的锤角细蜂科(Diapriidae)寄生蜂和金小蜂科(Pteromalidae)寄生蜂(Carton *et al*., 1986)。目前,果蝇寄生蜂的研究主要集中在环腹瘿蜂科小环腹瘿蜂属 *Leptopilina* 寄生蜂,包括异腹小环腹瘿蜂 *L. heterotoma* 和布拉迪小环腹瘿蜂 *L. boulardi*。研究主要围绕果蝇寄生蜂的寄生因子及其调控寄主免疫反应的研究(Nappi *et al*., 2004；Schlenke *et al*., 2007；Clark and Wang, 2007)。国内外寄生蜂领域的科研工作者并没有很好地利用果蝇寄生蜂这个模式体系,去深入挖掘寄生蜂调控寄主生长发育的分子机制。本研究以布拉迪小环腹瘿蜂和黑腹果蝇的寄生体系为实验材料,研究布拉迪小环腹瘿蜂的生长发育以及对寄主黑腹果蝇的寄生效率,同时研究寄生引起的黑腹果蝇在生长发育及形态特征等方面的变化。

为了进一步提高寄生蜂在农业害虫生物防治中的寄生效率,许多科研工作者对寄生蜂调控寄主生理和生长发育进行了系统的研究,旨在揭示其寄生的分子机制。一些研究表明,多分 DNA 病毒(polydnavirus, PDV)、毒液(venom)和畸形细胞(teratocyte)等寄生因子是寄生蜂抑制寄主免疫和调控寄主发育的作用因素,也是寄生蜂成功寄生的关键(白素芬等, 2003；潘璟等, 2014；时敏和陈学新, 2015)。寄生因子通过破坏寄主的免疫系统、代谢平衡等来实现对寄主的生长发育的调控,从而协助寄生蜂的成功寄生(白素芬等, 2005a, 2005b；Pruijssers *et al*., 2009；Gao *et al*., 2016)。然而,关于寄生蜂调控寄主的生理生化和生长发育等分子机制方面的研究仍然进展缓慢,其主要原因就是缺少一个简单、易操作的模式体系。黑腹果蝇具有繁殖速度快、容易饲养、遗传操作手段丰富等优点。本研究针对布拉迪小环腹瘿蜂-黑腹果蝇这一体系,来研究寄生蜂寄生对寄主黑腹果蝇发育历期、形态特征、体长和体重等生物学特性的影响,以期为进一步深入研究寄生蜂调控寄主的分子机制提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

黑腹果蝇品系 W^{1118} 从美国印第安那大学 Bloomington 果蝇中心购买,用 5.5 cm×5.5 cm 的果蝇瓶饲养。果蝇食物为常规的玉米粉配方,每 6 L 果蝇食物含:玉米粉 318 g,干酵母 120 g,琼脂粉 57 g,蛋白胨 60 g,红糖 90 g,葡萄糖 180 g,酵母提取物 60 g。布拉迪小环腹瘿蜂由瑞典于默奥大学 Daniel Hultmark 教授实验室馈赠,用黑腹果蝇为寄主进行扩繁和保种。所有昆虫均在人工气候箱中进行饲养,温度 25℃,相对湿度 50%,光周期 16L∶8D。

1.2　布拉迪小环腹瘿蜂的发育历期观察

取 50 头交配后的雌性果蝇放于果蝇瓶中产卵 2 h,每次能产约 300~400 粒卵,待果蝇发育至 2 龄幼虫时,立即用羽化后 3－5 d、充分交配的布拉迪小环腹瘿蜂寄生,使用寄生蜂的数量约为寄主卵数的 1/20,寄生 3 h 后取出寄生蜂,将寄主放于恒温箱中培养。寄生后每隔 24 h 取 30 头寄主果蝇进行解剖,观察寄生蜂的不同发育阶段,并用 KEYENCE VHX-2000C 成像系统进行拍照。

1.3　布拉迪小环腹瘿蜂的出蜂率和雌雄性比统计

采用的寄生策略同上,在这个条件下,能够保证每头黑腹果蝇幼虫都能够被布拉迪小环腹瘿蜂成功寄生。本实验设置 3 个生物学重复,每次均统计每瓶内被寄生的果蝇总蛹数、羽化的果蝇数和死亡的寄主数量、羽化的雌蜂数量以及雄蜂数量,以此计算

出蜂率(总的出蜂数/总蛹数×100%)和雌雄性比(雌蜂数/雄蜂数),并进行数据分析。

1.4 布拉迪小环腹瘿蜂寄生后寄主黑腹果蝇发育的观察及其体长和体重测量

寄生后每隔 12 h 统计寄主龄期,并用 KEYENCE VHX-2000C 成像系统进行拍照。选取未寄生和寄生后的1日龄蛹各50头,对其体长进行测量,同时以10头蛹为单位进行称重,记录相应数据后进行统计分析。

1.5 数据分析

所得数据均在 SPSS 19 中进行 *t* 检验,设定 $P<0.05$ 为显著差异。最后用 Graphpad Prism 6 和 Sigma Plot 软件进行绘图。

2 结果

2.1 布拉迪小环腹瘿蜂的生长发育阶段、发育历期及形态特征

布拉迪小环腹瘿蜂 *L. boulardi* 是一种幼虫-蛹寄生蜂,成熟的雌性寄生蜂将卵产在果蝇2龄幼虫体内,待寄主发育至蛹期时,寄生蜂幼虫开始大量取食寄主,直至消灭寄主,最终完成整个世代发育。布拉迪小环腹瘿蜂的发育经历卵、幼虫、蛹和成虫4个阶段。统计结果表明,在25℃的实验室饲养条件下,布拉迪小环腹瘿蜂的卵期发育需要 0.98±0.22 d,幼虫期需要 10.22±0.57 d,这些结果表明卵期和幼虫期的雄性和雌性布拉迪小环腹瘿蜂发育时间相近。进一步研究发现雄虫蛹期为 8.09±0.19 d,雌虫蛹期为 10.07±0.30 d,雌虫的羽化时间平均比雄虫晚2 d左右(图1)。

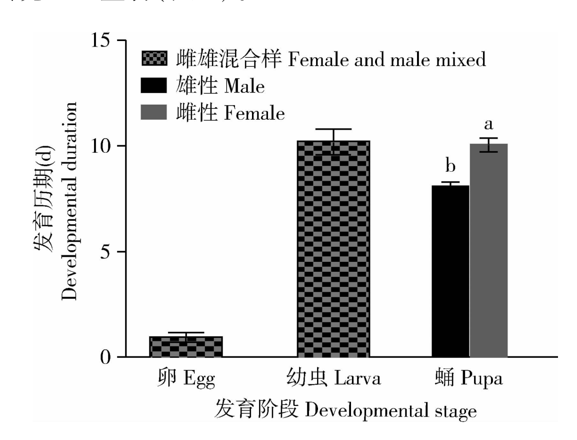


图1 布拉迪小环腹瘿蜂发育历期

Fig. 1 Developmental duration of *Leptopilina boulardi*

图中数值为平均值±标准误;柱上不同字母示雌雄间差异显著($P<0.05$)(t 检验)。Data in the figure are mean ± *SE*. Different letters above bars indicate significant difference between females and males ($P<0.05$) (t test).

经过解剖和成像,我们获得布拉迪小环腹瘿蜂不同发育阶段的图片(图2)。布拉迪小环腹瘿蜂的

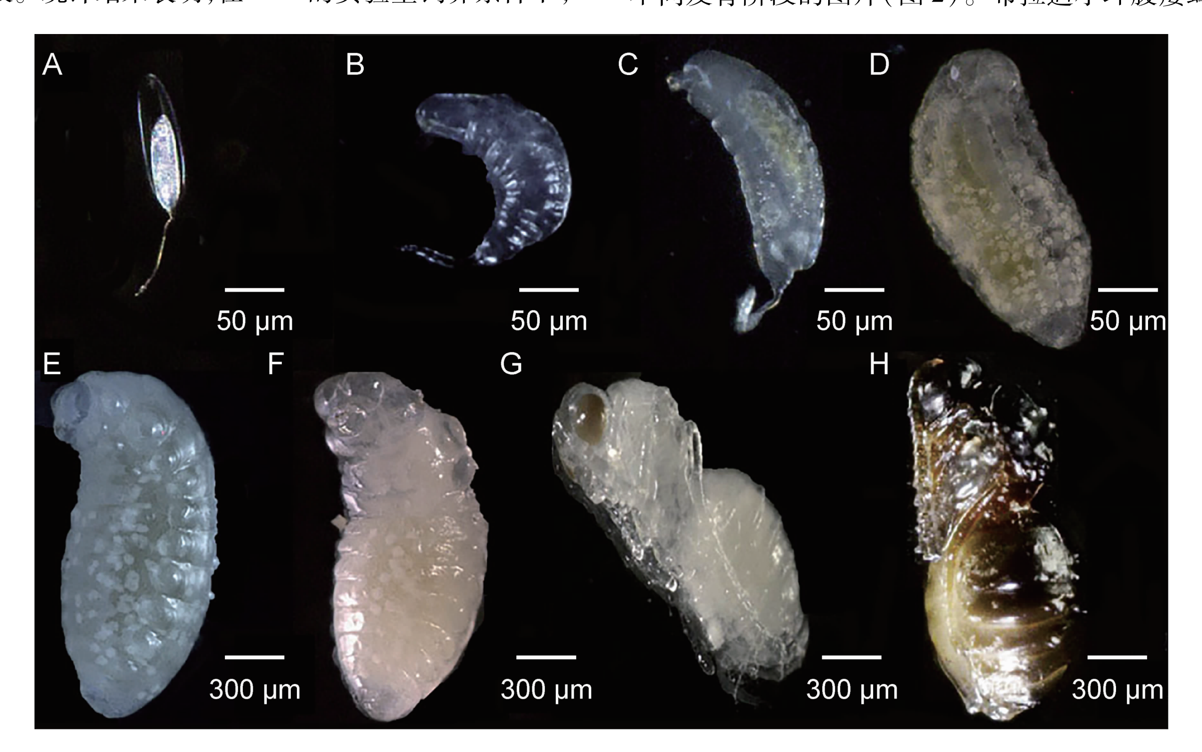


图2 布拉迪小环腹瘿蜂的不同发育时期的形态特征

Fig. 2 Morphological characteristics of *Leptopilina boulardi* at different developmental stages

A: 卵 Egg; B: 1龄幼虫 1st instar larva; C: 2龄幼虫 2nd instar larva; D: 4龄幼虫 4th instar larva; E: 5龄幼虫 5th instar larva; F: 预蛹 Pre-pupa; G-H: 在蛹中的蜂 Wasp in pupa.

幼虫期共分为 5 个不同的发育龄期（Kopelman and Chabora, 1984）,1 龄幼虫具有明显的尾巴结构,且口器特征不明显(图 2：B);2 龄幼虫具有类似于后原足型幼虫的特征,具有口部突起和尾部,腹部尚未分化(图 2：C);4 龄幼虫具有典型的膜翅目幼虫特征,口部突起和尾巴消失,出现独特的气管系统(图 2：D);5 龄幼虫的胸部和腹部累积大量的脂肪体颗粒(图 2：E)。寄生 24 h 后,寄主果蝇处于早期 3 龄幼虫时,其体内的寄生蜂从卵期孵化为 1 龄幼虫(图 2：A, B)。当寄主处于末期 3 龄幼虫时,其体内的寄生蜂为 2 龄幼虫阶段(图 2：C)。当寄主为 1 日龄蛹时,其体内的寄生蜂为 4 龄幼虫(图 2：D),这也是寄生蜂开始大量取食寄主的时期,其体型也逐渐开始显著增大,体内的脂肪开始大量合成,随后进入 5 龄幼虫和蛹期(图 2：E－H)。

2.2 布拉迪小环腹瘿蜂的出蜂率及后代雌雄性别比

布拉迪小环腹瘿蜂寄生黑腹果蝇 2 龄幼虫后,会引起寄主的免疫反应,如包囊和黑化反应。免疫反应最终会导致一部分寄生蜂无法完成寄生。因此,我们对布拉迪小环腹瘿蜂的出蜂率和雌雄性比进行了统计。研究结果表明,在该实验条件下,布拉迪小环腹瘿蜂的出蜂率为 81.95%,约有 10.8% 的黑腹果蝇能够通过自身的免疫系统成功逃避被寄生,羽化成成虫。后代寄生蜂的雌雄性比约为 0.43(表 1)。

表 1 布拉迪小环腹瘿蜂寄生黑腹果蝇 2 龄幼虫后的出蜂率和雌雄性比

Table 1 Emergence rate and sex ratio of *Leptopilina boulardi* wasps after parasitization on the 2nd instar larvae of *Drosophila melanogaster*

重复 Repetitions	果蝇蛹数 Number of fly pupae	果蝇成虫数 Number of adult flies	死亡寄主 Number of dead hosts	雌蜂数 Number of female wasps	雄蜂数 Number of male wasps	出蜂率(%)* Emergence rate of wasps	雌雄性比 Female to male ratio
1	272	32	18	68	154	81.62	0.44
2	348	39	34	92	183	79.02	0.50
3	250	23	14	55	158	85.20	0.35
平均值 Average	290	31.33	22	71.67	165	81.95 ± 2.53	0.43 ± 0.06

* 出蜂率 Emergence rate of wasps = (雌蜂数 Number of female wasps + 雄蜂数 Number of male wasps)/果蝇蛹数 Number of fly pupae × 100%.

2.3 布拉迪小环腹瘿蜂对寄主黑腹果蝇生长发育的影响

我们对寄生蜂调控寄主的生长发育进行了初步的研究。结果表明,布拉迪小环腹瘿蜂寄生后黑腹果蝇幼虫的生长发育明显延缓。25℃的饲养条件下,正常果蝇的 2 龄和 3 龄幼虫生长分别需要 1 d 和 3 d 时间,但寄生后约 70% 的黑腹果蝇 2 龄幼虫期延长了 0.5 d, 3 龄幼虫期延长了 0.5 d,其整个幼虫期累积延长达 1 d(图 3)。

另外,被寄生后黑腹果蝇的形态特征也发生较为显著的变化。首先,我们可以较为容易地观察到黑化和包囊现象,但是这种黑化包囊现象与寄生成功率之间的关系还有待进一步研究。其次,黑腹果蝇的大小也受到影响,在幼虫期和蛹期,被寄生后的黑腹果蝇体型较未寄生的明显变小(图 4)。

通过测量未寄生和寄生的果蝇蛹长(图 5：A),发现正常果蝇蛹长为 3.021 ± 0.163 mm(n = 50),而寄生后果蝇蛹长变为 2.727 ± 0.134 mm(n = 50),两者间差异极显著,说明其体长显著减小。同时,我们以 10 头蛹为单位,测量其体重(图 5：B),结果表明,10 头未寄生和寄生后的果蝇蛹的体重分别为 13.7 ± 0.5 mg 和 7.9 ± 0.72 mg,表明寄生后果蝇蛹重明显小于未寄生的果蝇蛹。

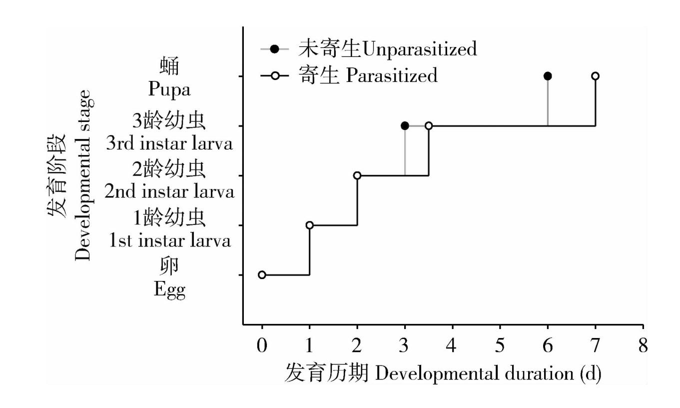


图 3 布拉迪小环腹瘿蜂寄生对黑腹果蝇发育历期的影响

Fig. 3 Developmental duration of *Drosophila melanogaster* after parasitization by *Leptopilina boulardi*

图 4 布拉迪小环腹瘿蜂寄生和未寄生的黑腹果蝇形态比较

Fig. 4 Morphological comparison between unparasitized and parasitized *Drosophila melanogaster* by *Leptopilina boulardi*

A, A′: 分别为未寄生和寄生后的寄主 3 龄初期幼虫 Early 3rd instar larvae of unparasitized and parasitized host, respectively; B, B′: 分别为未寄生和寄生后的寄主 3 龄末期幼虫 Late 3rd instar larvae of unparasitized and parasitized host, respectively; C, C′: 分别为未寄生和寄生后的寄主 2 日龄蛹 2 day-old pupae of unparasitized and parasitized host, respectively; D, D′: 分别为未寄生和寄生后的寄主 4 日龄蛹 4 day-old pupae of unparasitized and parasitized host, respectively.

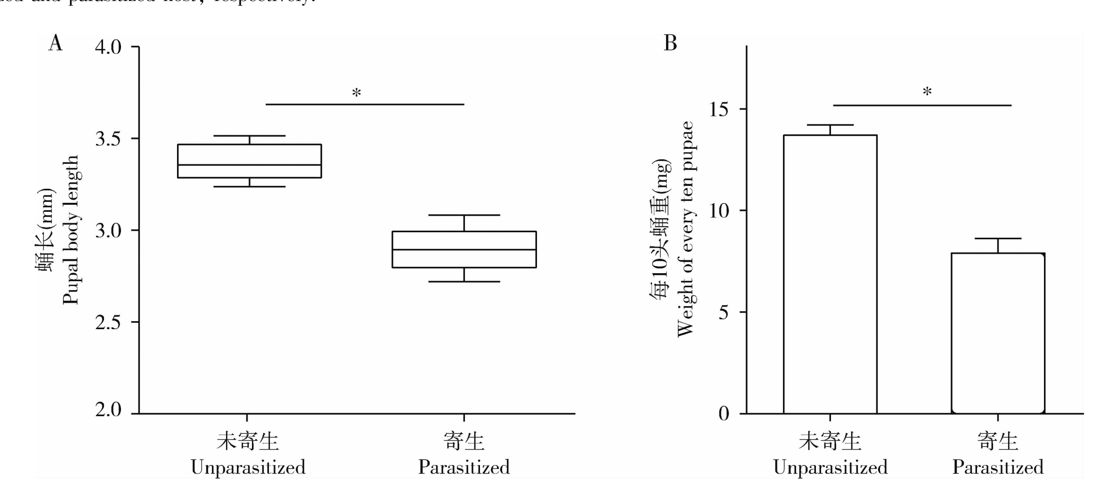


图 5 布拉迪小环腹瘿蜂寄生和未寄生的黑腹果蝇蛹的体长(A)和体重(B)比较

Fig. 5 Comparison of body length (A) and body weight (B) between unparasitized and parasitized *Drosophila melanogaster* pupae by *Leptopilina boulardi*

* 未寄生和寄生的寄主蛹长和蛹重差异极显著($P<0.001$, t 检验) Significant difference in body length and body weight between unparasitized and parasitized host pupae ($P<0.001$, t test).

3 讨论

布拉迪小环腹瘿蜂能够很好地寄生黑腹果蝇，是它的专性寄生蜂。Kopelman 和 Chabora（1984）对布拉迪小环腹瘿蜂的发育进行了简单的研究，将期幼虫阶段分为 5 个龄期并介绍了各个龄期的主要特征。本研究发现，布拉迪小环腹瘿蜂从卵到成虫需要 20 d 左右，其中卵期 0.98 ± 0.22 d，幼虫期 10.22 ± 0.57 d，雄虫的蛹期为 8.09 ± 0.19 d，雌虫蛹期为 10.07 ± 0.30 d，雌虫的羽化时间一般平均比雄虫晚 2 d。另外，布拉迪小环腹瘿蜂的后代雌雄比结果显示是雄性比例是雌性的两倍。

当布拉迪小环腹瘿蜂寄生黑腹果蝇后，果蝇的生长发育速度明显减缓，其幼虫龄期显著延长，并且蛹的大小和重量也明显减小。有研究表明，寄主的生长发育迟缓和体型变小可能受到其体内的激素平衡（Riddiford，1993；Thummel，2001；Riddiford *et al.*，2003）以及取食行为（Morton *et al.*，2006）等因素调节。当黑腹果蝇幼虫被布拉迪小环腹瘿蜂寄生之后，其免疫反应被激活，出现典型的血细胞聚集和黑化反应现象（Vass and Nappi，2001；Schlenke *et al.*，2007），且随着寄主的发育，其黑化现象也不断增强。当布拉迪小环腹瘿蜂将卵产于寄主体内时，卵将被视为外源物质，从而激活寄主的免疫反应。首先浆血细胞（plasmatocytes）被激活，进行吞噬反应，随后淋巴腺将促进一种特殊的血细胞——薄层细胞（lamellocytes）的分化，薄层细胞将覆盖于寄生蜂的卵表面进行包囊（Meister，2004；Parsons and Foley，2016），之后 5% 的血细胞将分化为晶细胞（crystal cell），其分泌酚氧化酶从而激活了黑化反应（Keebaugh and Schlenke，2014；Vanhaaho *et al.*，2015）。然而，在出现黑化包囊反应的寄主体内，绝大部分寄生蜂幼虫仍能成功发育并羽化。这表明，寄生蜂在长期的进化过程中，获得了一种能逃避寄主免疫的机制。寄生蜂抵抗寄主的免疫反应是通过其寄生因子（多分 DNA 病毒和毒液等）调控寄主的免疫系统来实现的。目前，运用高通量蛋白质测序技术对 *L. heterotoma* 和布拉迪小环腹瘿蜂的毒液进行了检测，在布拉迪小环腹瘿蜂的毒液中检测到 129 种蛋白，包括单氧酶、钙网蛋白和 RhoGap 蛋白等，然而其抵御寄主免疫的机制还有待进一步研究（Jeremy *et al.*，2013；Mortimer *et al.*，2013）。

本研究以布拉迪小环腹瘿蜂和黑腹果蝇寄生体系为对象，对布拉迪小环腹瘿蜂的发育历期、出蜂率、雌雄性比等生物学特性进行了研究。此外，布拉迪小环腹瘿蜂寄生黑腹果蝇后，寄主的生长发育、体长和体重都受到了显著影响。本研究结果为后续深入研究寄生蜂调控寄主的分子机制提供了实验依据。

参考文献（References）

Bai SF，Chen XX，Cheng JA，Fu WJ，He JH，2003. Characterization of *Cotesia plutellae* polydna virus and its physiological effects on the diamondback moth，*Plutella xylostella* larvae. *Acta Entomol. Sin.*，46(4)：401－408. ［白素芬，陈学新，程家安，符文俊，何俊华，2003. 菜蛾盘绒茧蜂多分 DNA 病毒的特性及其对小菜蛾幼虫的生理效应. 昆虫学报，46(4)：401－408］

Bai SF，Chen XX，Cheng JA，Fu WJ，He JH，2005a. Effects of parasitism factors of the parasitoid *Cotesia plutellae* on fat body structure of the host *Plutella xylostella* larvae. *Acta Entomol. Sin.*，48(2)：166－171. ［白素芬，陈学新，程家安，符文俊，何俊华，2005a. 菜蛾盘绒茧蜂主要寄生因子导致的寄主小菜蛾幼虫脂肪体结构的变化. 昆虫学报，48(2)：166－171］

Bai SF，Chen XX，Cheng JA，Fu WJ，He JH，2005b. Effects of wasp associated factors of *Cotesia plutellae* on growth and development of *Plutella xylostella* larvae. *Acta Phytophy. Sin.*，32(3)：235－240. ［白素芬，陈学新，程家安，符文俊，何俊华，2005b. 菜蛾盘绒茧蜂主要寄生因子对寄主小菜蛾生长发育的调控. 植物保护学报，32(3)：235－240］

Carton Y，Boulétreau M，van Alphen JJ，van Lenteren JC，1986. The *Drosophila* parasitic wasps. In：Ashburner M，Carson JL，Thompson JN eds. The Genetics and Biology of *Drosophila*. Academic Press，London. 347－394.

Chen XX，2010. Recent progress，existing problems and prospects biological control of insect pests in China. *Chin. Bull. Entomol.*，47(4)：615－625. ［陈学新，2010. 21 世纪我国害虫生物防治研究的进展、问题与展望. 昆虫知识，47(4)：615－625］

Clark AG，Wang L，2007. Molecular population genetics of *Drosophila* immune system genes. *Genetics*，147(2)：713－724.

Gao CX，Zhao S，1996. Research progress of pest biological control. *Sci. Tech. Tianjin Agric. For.*，(3)：38－44. ［高崇省，赵森，1996. 害虫生物防治研究进展. 天津农林科技，(3)：38－44］

Gao F，Gu QJ，Pan J，Wang ZH，Yin CL，Li F，Song QS，Strand MR，Chen XX，Shi M，Gao F，Gu QJ，Pan J，2016. *Cotesia vestalis* teratocytes express a diversity of genes and exhibit novel immune functions in parasitism. *Sci. Rep.*，6：26967.

Gu DX，Zhang GR，Zhang RJ，Pang Y，2000. Review on fifty-years biological control of insect pests in southern China. *Acta Entomol. Sin.*，43(3)：327－335. ［古德祥，张古忍，张润杰，庞义，2000. 中国南方害虫生物防治 50 周年回顾. 昆虫学报，43(3)：327－335］

Jeremy G，Mortimer NT，Mobley JA，Bowersock GJ，Taylor J，Schlenke TA，2013. Integrative approach reveals composition of

endoparasitoid wasp venoms. *PLoS ONE*, 8(5): e64125.

Keebaugh ES, Schlenke TA, 2014. Insights from natural host-parasite interactions: the *Drosophila* model. *Dev. Comp. Immunol.*, 42(1): 111 – 123.

Kopelman AH, Chabora PC, 1984. Immature stages of *Leptopilina boulardi* (Hymenoptera: Eucoilidae), a protelean parasite of *Drosophila* spp. (Diptera: Drosophilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77(3): 264 – 269.

Lin Y, Song LW, Zang LS, Ruan CC, Shi SS, 2014. Parasitism potential of three indigenous *Trichogramma* species on the eggs of soybean pod borer (*Leguminivora glycinivorella*). *Sci. Agric. Sin.*, 47(19): 3810 – 3816. [林英, 宋丽威, 臧连生, 阮长春, 史树森, 2014. 三种本地赤眼蜂对大豆食心虫卵的寄生潜能. 中国农业科学, 47(19): 3810 – 3816]

Liu WX, Wan FH, Yuan ST, 2003. Mass-rearing and bionomics of *Campoletis chlorideae*. *Chin. J. Biol. Control*, 20(1): 17 – 20. [刘万学, 万方浩, 苑士涛, 2003. 棉铃虫齿唇姬蜂的饲养及生物学特性. 中国生物防治, 20(1): 17 – 20]

Meister M, 2004. Blood cells of *Drosophila*: cell lineages and role in host defence. *Curr. Opin. Immunol.*, 16(1): 10 – 15.

Mortimer NT, Goecks J, Kacsoh BZ, Mobley JA, Bowersock GJ, Taylor J, Schlenke TA, 2013. Parasitoid wasp venom SERCA regulates *Drosophila* calcium levels and inhibits cellular immunity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 110(23): 9427 – 9432.

Morton GJ, Cummings DE, Baskin DG, Barsh GS, Schwartz MW, 2006. Central nervous system control of food intake and body weight. *Nature*, 443(7109): 289 – 295.

Nappi AJ, Vass E, Malagoli D, Carton Y, 2004. The effects of parasite-derived immune-suppressive factors on the cellular innate immune and autoimmune responses of *Drosophila melanogaster*. *J. Parasitol.*, 90(5): 1139.

Pan J, Gu QJ, Shi M, Chen XX, 2014. Cloning and sequence analysis of TATA-binding protein from the teratocytes of *Cotesia vestalis*. *Chin. J. Biol. Control*, 30(3): 420 – 426. [潘璟, 谷启娟, 时敏, 陈学新, 2014. 菜蛾盘绒茧蜂畸形细胞 TATA 结合蛋白基因的克隆与序列分析. 中国生物防治学报, 30(3): 420 – 426]

Parsons B, Foley E, 2016. Cellular immune defenses of *Drosophila melanogaster*. *Dev. Comp. Immunol.*, 58: 95 – 101.

Pruijssers AJ, Falabella P, Eum JH, Pennacchio F, Brown MR, Strand MR, 2009. Infection by a symbiotic polydnavirus induces wasting and inhibits metamorphosis of the moth *Pseudoplusia includens*. *J. Exp. Biol.*, 212(18): 2998 – 3006.

Qiu DW, 2010. Current status and development strategy for biological control of plant diseases in China, 2010. *Plant Prot.*, 36(4): 15 – 18. [邱德文, 2010. 我国植物病害生物防治的现状及发展策略. 植物保护, 36(4): 15 – 18]

Riddiford LM, 1993. Hormones and *Drosophila* development. *Jpn. J. Med. Sci. Biol.*, 6(4): 371 – 383.

Riddiford LM, Hiruma K, Zhou X, Nelson CA, 2003. Insights into the molecular basis of the hormonal control of molting and metamorphosis from *Manduca sexta*, and *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochem. Molec. Biol.*, 33(12): 1327 – 1338.

Schlenke TA, Morales J, Govind S, Clark AG, 2007. Contrasting infection strategies in generalist and specialist wasp parasitoids of *Drosophila melanogaster*. *PLoS Pathog.*, 3(10): 1486 – 1501.

Shi M, Chen XX, 2015. Progress in study on regulation of insect host physiology by parasitoids in China. *Chin. J. Biol. Control*, 31(5): 620 – 637. [时敏, 陈学新, 2015. 我国寄生蜂调控寄主生理的研究进展. 中国生物防治学报, 31(5): 620 – 637].

Thummel CS, 2001. Molecular mechanisms of developmental timing in *C. elegans* and *Drosophila*. *Dev. Cell.*, 1(4): 453.

Vanhaaho LM, Anderl I, Vesala L, Hultmark D, Valanne S, Rämet M, 2015. *Edin* expression in the fat body is required in the defense against parasitic wasps in *Drosophila melanogaster*. *PLoS Pathog.*, 11(5): e1004895.

Vass E, Nappi AJ, 2001. Fruit fly immunity. *BioScience*, 51(7): 529 – 535.

Xiao YF, Mao RQ, Wan FH, 2013. New concept of biological control: bio-control plants used for management of arthropod pests. *Chin. J. Biol. Control*, 29(1): 1 – 10. [肖英方, 毛润乾, 万方浩, 2013. 害虫生物防治新概念——生物防治植物及创新研究. 中国生物防治学报, 29(1): 1 – 10]

Zhang JJ, Ruan CC, Zang LS, Shao XW, Shi SS, 2015. Technological improvements for mass production of *Trichogramma* and current status of their applications for biological control on agricultural pests in China. *Chin. J. Biol. Control*, 31(5): 638 – 646. [张俊杰, 阮长春, 臧连生, 邵玺文, 史树森, 2015. 我国赤眼蜂工厂化繁育技术改进及防治农业害虫应用现状. 中国生物防治学报, 31(5): 638 – 646]

(责任编辑: 赵利辉)